

SVEUČILIŠTE U ZAGREBU
PRIRODOSLOVNO – MATEMATIČKI FAKULTET
BIOLOŠKI ODSJEK

MEHANIZMI UKLJUČENI U BRZO ZATVARANJE STUPICA
KARNIVORNIH BILJAKA

TRAPPING MECHANISMS OF CARNIVOROUS PLANTS

SEMINARSKI RAD

Marija Uek

Preddiplomski studij biologije

(Undergraduate Study of Biology)

Mentor: izv. prof. dr. sc. Mirta Tkalec

Zagreb, 2014.

Sadržaj

1. UVOD.....	3
2. MEHANIZAM ZATVARANJA STUPICE KOD VENERINE MUHOLOVKE (<i>DIONAEA MUSCIPULA</i>)...	5
3. MODEL ZATVARANJA STUPICE KOD VRSTE <i>ALDROVANDA VESICULOSA</i> TE USPOREDBA S MODELOM VENERINE MUHOLOVKE	9
4. USPOREDBA MEHANIZMA ZATVARANJA STUPICE KOD RODA <i>UTRICULARIA</i> I VENERINE MUHOLOVKE	11
5. ZAKLJUČAK.....	13
6. LITERATURA	14
7. SAŽETAK.....	15
8. SUMMARY	16

1. Uvod

Kada promatramo biljke, one nam se čine vrlo statične, međutim, prilikom pažljivijeg promatranja možemo primjetiti njihovo gibanje koje ponekad može biti vrlo brzo. To je primjetio i Darwin još u 19. stoljeću (Scorza i Dornelas, 2011). Posebno su ga zaintrigirale mesojedne biljke venerina muholovka i mjehurasta vodena stupica (*Aldrovanda vesiculosa* L.), a razlog je bila upravo brzina zatvaranja njihovih aktivnih stupica. To nije nimalo za uduž s obzirom da venerina muholovka svoju stupicu zatvara za samo 100 ms (Forterre i sur., 2005.). Upravo nevjerojatna brzina tog procesa dovodi do želje za razumijevanjem mehanizama kojima se on zbiva.

Gibanja biljaka generalno možemo svrstati u dva tipa, a to su slobodna lokomotorna gibanja i gibanja organa. Slobodna lokomotorna gibanja su relativno rijetka kod viših biljaka, a obuhvaćaju gibanja unutar stanica i taksije. Gibanja organa su posebno važna budući da se većina biljaka ne može slobodno kretati. U taj tip gibanja spadaju gibanja u obliku savijanja biljaka potaknuta jednostranim podražajem (tropizmi), gibanja u jednom smjeru određenom samom organom (nastijska gibanja), autonomna gibanja uzrokovana unutrašnjim imbenicima, turgorom uvjetovana gibanja izbacivanjem i eksplozijom, te higroskopska i kohezijska gibanja. Gibanja potaknuta mehaničkim podražajima su seizmonastije, a nastaju zbog promjene turgora u određenim stanicama ili organima. To su brza i vrlo često potpuno reverzibilna gibanja (Pevalek-Kozlina, 2003).

Kod mesojednih biljaka su prisutna upravo seizmonastijska gibanja, na primjer gibanja tentakula rosičke (*Drosera rotundifolia* L., okrugolisna rosika) ili gibanje listova muholovke (*Dionaea muscipula* J. Ellis, venerina muholovka), a služe hvatanju životinja (Pevalek-Kozlina, 2003). Mesojedne biljke obično rastu na staništima koja su siromašna mineralima (N, P, K, Ca, Mg) kao što su cretovi odnosno močvarna tresetišta. Iz tog razloga razvile su različite prilagodbe za privlačenje (miris, boja, nektar), hvatanje te razgradnju životinja i iskorištavanje nitrata iz njihovih bjelancevina. Ta staništa su kisela, što dovodi do veće koncentracije vodikovih H^+ iona u tlu. Povećanjem koncentracije vodikovih H^+ iona, smanjuje se koncentracija ostalih kationa (npr. NH_4^+ , Mg^{2+}) jer ih H^+ istiskuje i okružuje estice tla. Ti bi kationi u ostalim slučajevima postali slobodni i bili dostupniji biljci, međutim u ovom slučaju zbog velike količine vode, dolazi do ispiranja te u konačnici do njihovog pomanjkanja u tlu. S druge strane, anioni (npr. NO_3^-) ne bi ni bili vezani za estice tla, a u

ovom slučaju se zbog puno vlage još lakše ispiru iz takvih staništa. Upravo iz tih razloga mesojedne biljke su razvile specifičnu hranu (Adamec, 2002).

Postoji 20 rodova karnivornih vrsta biljaka, od toga su poznatiji *Drosophyllum*, *Aldrovanda*, *Dionaea*, *Drosera*, *Stylidium*, *Nepenthes* i *Utricularia* (Sl. 1.).



Slika. 1. Primjer pasivne stupice oblika vrča kod vrste *Nepenthes Edwardsiana* H. Low ex Hook (1859.) (Preuzeto i prilagođeno prema <http://www.wistuba.com/>)

Najjednostavnije, stupice karnivornih biljaka možemo podijeliti u dvije skupine, a to su aktivne i pasivne stupice.

Kod pasivnih stupica nema gibanja prilikom hvatanja plijena, samim time nema ni utroška energije te izlučuju enzime neovisno o prisutnosti plijena. Njih možemo promatrati kao spremnike probavnih tekućina i tu spadaju vrčevi (*Sarracenia*, *Darlingtonia*, *Heliamphora*, *Cephalotus*, *Nepenthes*), spremnici (*Brocchinia*, *Catopsis*), stupica koja se sastoji od peteljke i šupljeg bulbila iz kojeg izlazi cilindrični vrat, vrat se grana i na kraju svake grane je otvor (*Gentlesea*) (Płachno i sur., 2008) i ljepljive stupice (*Drosophyllum*, *Triphyophyllum*, *Byblis*, *Roridula*, većina vrsta iz roda *Pinguicula*).

Aktivne stupice se pomiču u prilikom hvatanja plijena i pri tome troše energiju. Ljepljive stupice nalazimo kod roda *Drosera* i *Pinguicula*. Kod roda *Drosera* na gornjoj površini listova su tentakuli kroz koje se protežu snopovi traheja. Tentakuli su obično crvenkaste boje, a svaki je okrunjen kapljicom bezbojne sluzi koja se na suncu sjaji poput rose. Sluz, koja sadrži mravlju kiselinu, izlučuju žlijezde i ona u kombinaciji sa enzimima (peroksidaze, kisele fosfataze, esteraze i proteaze) razgrađuje sve osim hitinoznog skeleta

žrtve. Vrste roda *Pinguicula* na listovima također imaju žlijezde na koje se lijepe kukci. Rod *Dionaea* s jednim predstavnikom venerinom muholovkom *Dionaea muscipula* L. ima stupice koje se iznenada zatvaraju te nije čudno da je aktivno hvatanje plijena najprije otkriveno kod te vrste. Slike stupice ima i mjehurasta vodena stupica *Aldrovanda vesiculosa* L., jedini predstavnik roda *Aldrovanda*. U aktivne stupice spadaju još stupice roda *Utricularia* te roda *Polypompholyx* koji imaju mjehuraste klopke, a plijen savladavaju usisavanjem (Krol i sur., 2012).

2. Mehanizam zatvaranja stupice kod venerine muholovke (*Dionaea muscipula*)

Plojka lista venerine muholovke sastoji se od dva režnja koji pri vršenju o središnje rebro oblikuju stupicu (Sl. 2.). Na rubu režnjeva nalazi se 15-20 šiljastih zubi koji su nagnuti prema unutrašnjosti tako da se isprepleću prilikom zatvaranja stupice. U središnjem dijelu svakog režnja, nalaze se osjetne ćelije. Obično ih je tri, a ponekad mogu biti dvije ili četiri po režnju. Na cijeloj površini raspršene su mikroskopske žlijezde. U uskom pojasu ispod bazalnog dijela rubnih zubi, nalaze se, obično bezbojne, žlijezde koje luče nektar i time privlače plijen. Žlijezde u preostalom dijelu su probavne, a sadrže antocijan od kojeg potječe crveno obojenje i njime privlače plijen. Osjetnu ćeliju potrebno je dva puta podražiti unutar 40 s, međutim pri višoj temperaturi, dovoljan je samo jedan podražaj (Markin i sur., 2008). Podraživanjem ćelija dolazi do zatvaranja stupice venerine muholovke. Danas se sam mehanizam zatvaranja stupice objašnjava pomoću hidroelastičkog modela zakrivljenosti (Forterre i sur., 2005).

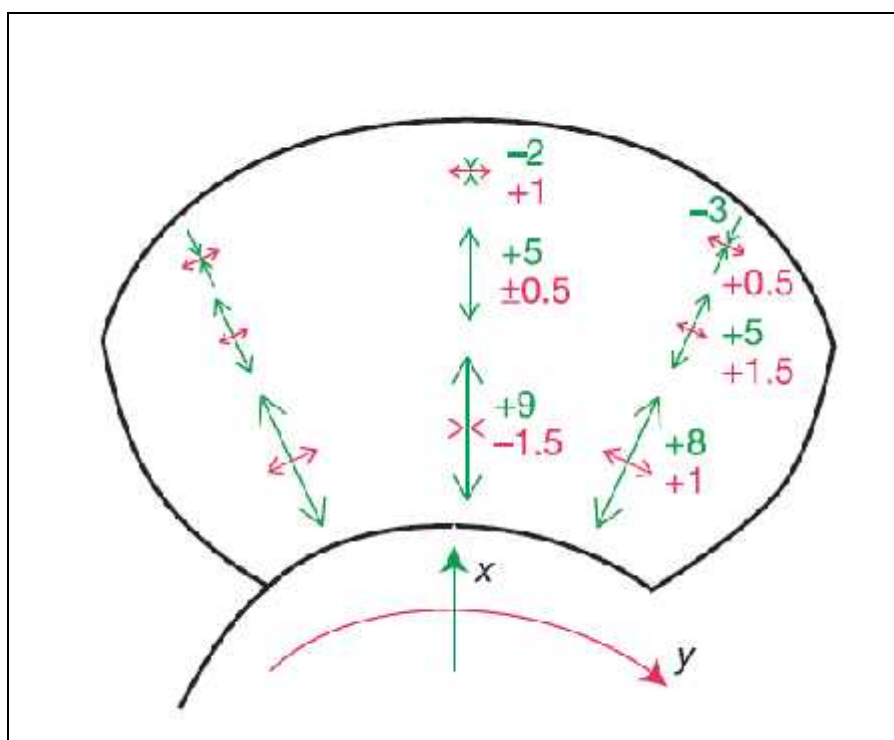


Slika 2. List venerine muholovke (Preuzeto i prilagođeno prema http://hr.wikipedia.org/wiki/Venerina_muholovka)

Još je Darwin uočio da gornji list venerine muholovke čine dva različita sloja stanica, na gornjoj i donjoj površini lista te da se oni ponašaju potpuno drugačije prilikom zatvaranja stupice. U sloju parenhima ispod gornje epiderme dolazi do smanjenja turgora, a to prati širenje tkiva i porast turgora u donjem sloju parenhima ispod donje epiderme. Stanice u unutrašnjem dijelu stupice izbacuju vodu, smanjuju se i omogućuju reznjevima da se saviju preko njih, a stanice u donjem dijelu epiderme se tada naglo šire. Na staničnom nivou, Cl^- , K^+ , Ca^{2+} i H^+ , aktivno sudjeluju u nastanku električnog potencijala. Stimuliranjem mehaničkim podražajem, aktiviraju se ionski kanali te može doći do nastanka akcijskog potencijala. Akcijski potencijal se širi središnjim rebrom i to dovodi do akumuliranja električnog naboja u stupici. Kada akumulirani naboj dosegne granicu vrijednosti, hidrolizira se ATP i prenose se protoni. To dovodi do otvaranja akvaporina, transporta vode, promjena turgora te naposljetku do promjene volumena reznjeva (Markin i sur., 2008). Blokatori ionskih kanala mogu prekinuti nastanak električnog potencijala kod venerine muholovke, što je dokaz da su upravo oni odgovorni za nastanak akcijskog potencijala. U otvorenom stanju, stupica sadrži veliku količinu elastične energije akumulirane uslijed razlike hidrostatskih tlakova između unutrašnjeg i vanjskog sloja reznja. Na podražaj voda prelazi iz unutrašnjeg u vanjski sloj, stupica se opušta i dolazi u ravnotežnu konfiguraciju koja odgovara zatvorenom stanju stupice. Transport vode dovodi do širenja stanica na vanjskoj površini lista i mijenja zakrivljenost lista, a smatra se da upravo to dovodi do samoga zatvaranja stupice.

Osim aktivne biokemijske komponente koja sudjeluje u zatvaranju stupice, bitna je i pasivna elastična komponenta, a dokazana je naprednim tehnikama snimanja i

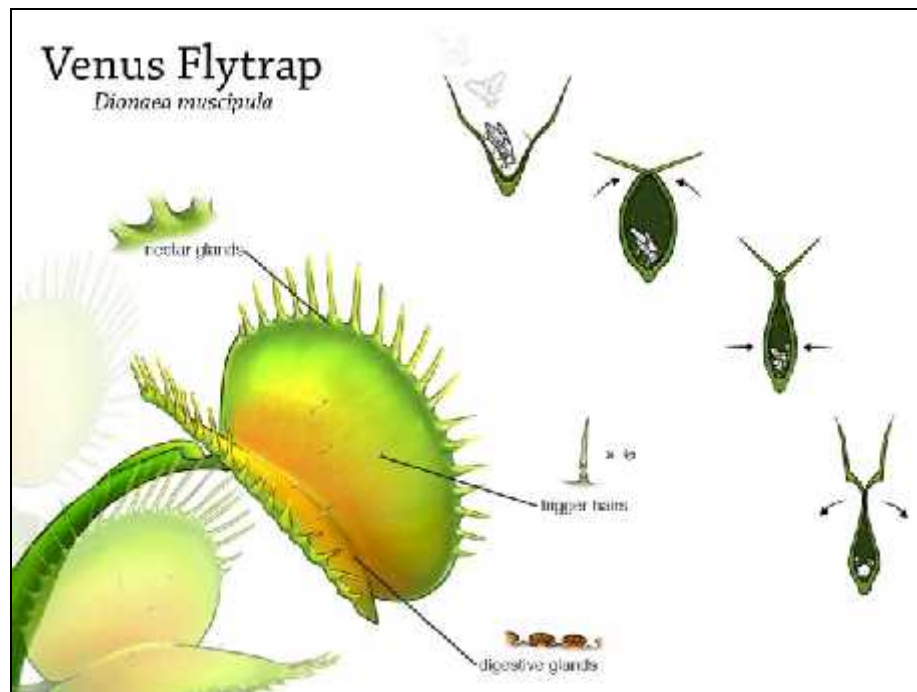
mikroskopiranja. Sami stani ni procesi ne mogu objasniti zatvaranje cijelog lista na mikroskopskoj razini pa to dovodi do zaključka da bi elastične promjene mogle igrati važnu ulogu u mehanizmu zatvaranja i predložen je tzv. hidroelastični model zakrivljenosti. Prilikom proučavanja, obavljena su mjerenja lista te je zaključeno da je on u otvorenom stanju konveksan, odnosno, svinut prema van, a u zatvorenom stanju konkavan, odnosno, svinut prema unutra. Oblik lista možemo opisati pomoću dvije mjere K_m i K_g – K_m označava srednju zakrivljenost, a K_g Gaussovu zakrivljenost. Ako gledamo promjenu K_m u vremenu, tada proces zatvaranja dijelimo na tri faze, od kojih su prva i posljednja spore, a srednja je brza i u njoj se dešava 60% ukupne promjene oblika iz konveksnog u konkavni. K_g (Gaussova zakrivljenost) se polako mijenja dok ne dođe do minimuma, a zatim se naglo mijenja. Pošto je K_g vezana uz rastezanje srednjeg dijela lista, ovdje upućuje da je zatvaranje stupice povezano sa sporim skupljanjem elastične energije koju prati njezino brzo oslobađanje. Rastezanje u središnjem dijelu u smjeru x, veće je od rastezanja u y smjeru (Sl. 3.).



Slika 3. Prikaz rastezanja i režnjeva stupice *Dionaea* u smjeru x te u smjeru y (Prilagođeno na temelju Forterre i sur., 2005)

Isto tako, rastezanje na unutarnjoj strani lista upućuje da je zatvaranje potaknuto promjenama u x smjeru. Razlog tome je što su stanice na vanjskoj površini jako izdužene oblika, i osim što su orijentirane u smjeru x. Kako je stanični zid pojačan celuloznim mikrofibrilima, svaka promjena turgora uzrokuje promjenu u x smjeru. Oblik lista se temelji na bezdimenzijskoj elastičnoj energiji koja ovisi o savijanju u x smjeru i parametru ϵ (=

Lk^2/h^2) koji ovisi o debljini lista (h), veličini lista (L) te njegovoj zakrivljenosti (k). Veći rezultira bržom maksimalnom brzinom zatvaranja stupice. Zbog izrazite hidratiziranosti lista, promjena zakrivljenosti prilikom zatvaranja stupice dovodi do prolaznog usmjerenja vode okomito na površinu lista, a vrijeme potrebno za to je obrnuto proporcionalno propusnosti tkiva lista. Prema hidroelastičnom modelu zakrivljenosti, biljka kada je stimulirana podražajem, „aktivno“ mijenja zavojitost. Međutim, to ni procesi koji se zbivaju na molekularnoj i staničnoj razini, a dovode do promjene zavojitosti još uvijek ostaju nedovoljno jasni. Kada dođe do promjene zavojitosti, geometrija lista omogućuje mehanizam u kojem se elastična energija pohranjuje pa otpušta, a hidratiziranost lista također je ključna za brzinu zatvaranja stupice i uspješno hvatanje plijena (Sl. 4.) (Forterre i sur., 2005).

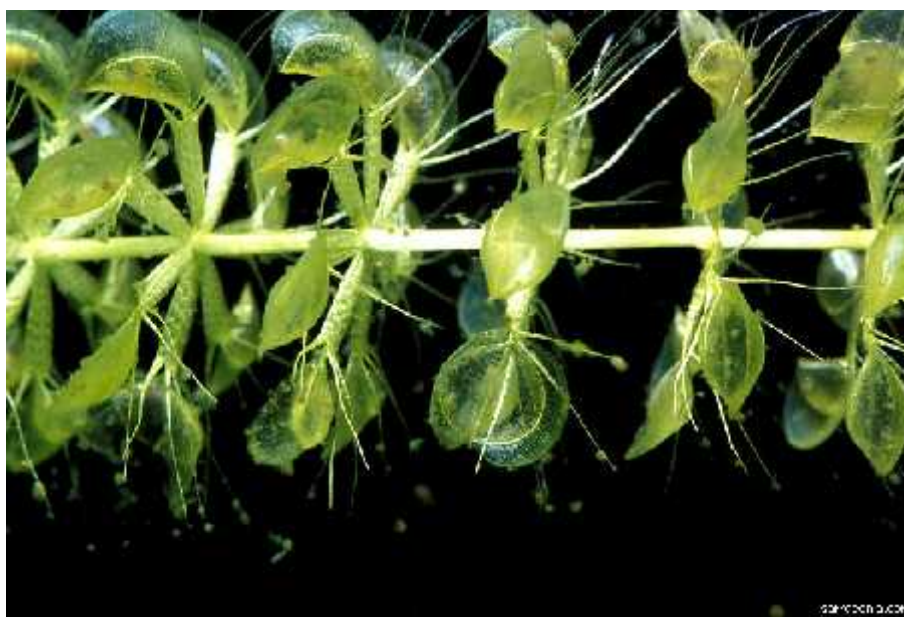


Slika 4. Prikaz postupka hvatanja plijena kod venerine muholovke
(Preuzeto i prilagođeno prema <http://www.coroflot.com/pluww/scientific-illustrations>)

3. Model zatvaranja stupice kod vrste *Aldrovanda vesiculosa* te usporedba s modelom venerine muholovke

Zbog toga što je akvati ka vrsta, mjehurasta vodena stupica (*Aldrovanda vesiculosa* L.) nema korijen (Sl. 5.), već je biljka građena od lanaka od kojih svaki sadrži pršljene sa 7 ili 8 listova. Svaki list se sastoji od para režnjeva veličine 4-7 mm. Oni se zatvaraju unutar perioda od 100 ms ako se podraži neka od 20 osjetnih setina koje su smještene na unutrašnjoj površini svakog režnja.

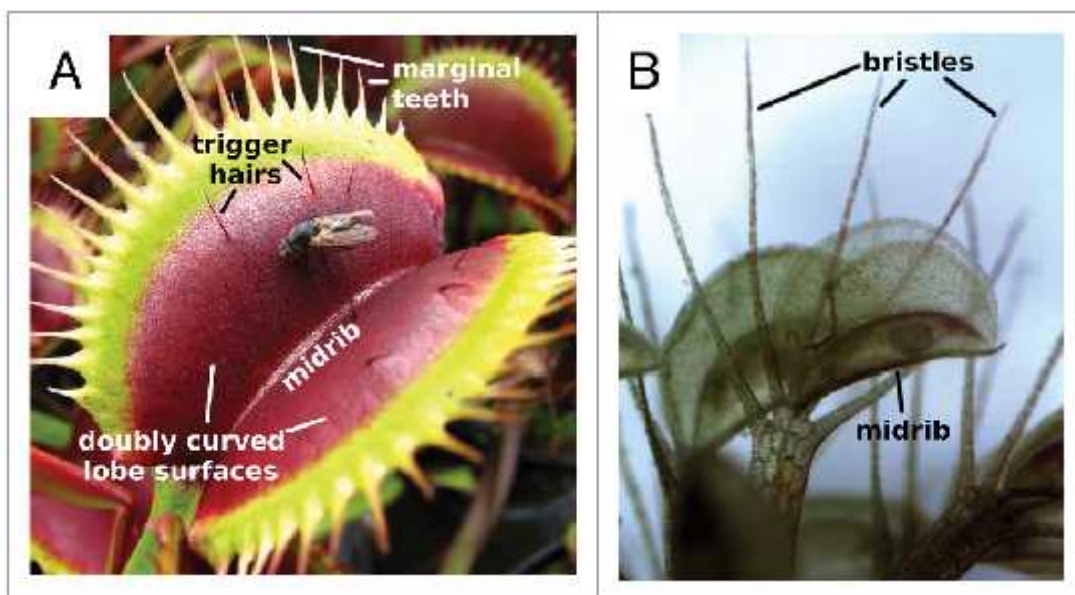
Mjehurasta vodena stupica i venerina muholovka obje imaju stupice koje se iznenada zatvaraju. Mjehurasta vodena stupica se tradicionalno smatrala minijaturnom venerinom muholovkom, međutim ustanovljeno je da imaju potpuno različite mehanizme zatvaranja stupica. Dok kod venerine muholovke prilikom zatvaranja dolazi do savijanja oba režnja, kod mjehuraste vodene stupice dolazi samo do savijanja središnjeg rebra, ali ne i režnjeva (Sl. 6.).



Slika 5. Vanjski izgled mjehuraste vodene stupice (preuzeto i prilagođeno prema: <http://calphotos.berkeley.edu/>)

Mehanizam zatvaranja stupice kod mjehuraste vodene stupice je kontinuiran. Prilikom zatvaranja jedini dio koji se savija je središnje rebro lista, a ono se tada savija prema unutra. Zavojitost ostalog dijela lista se ne mijenja. S obje strane rebra smještene su motorne stanice. Turgor u tim stanicama raste prilikom otvaranja, a smanjuje se prilikom zatvaranja. Da bi se ovaj mehanizam potvrdio osmišljen je i model. Prema modelu dobiveni su rezultati koji

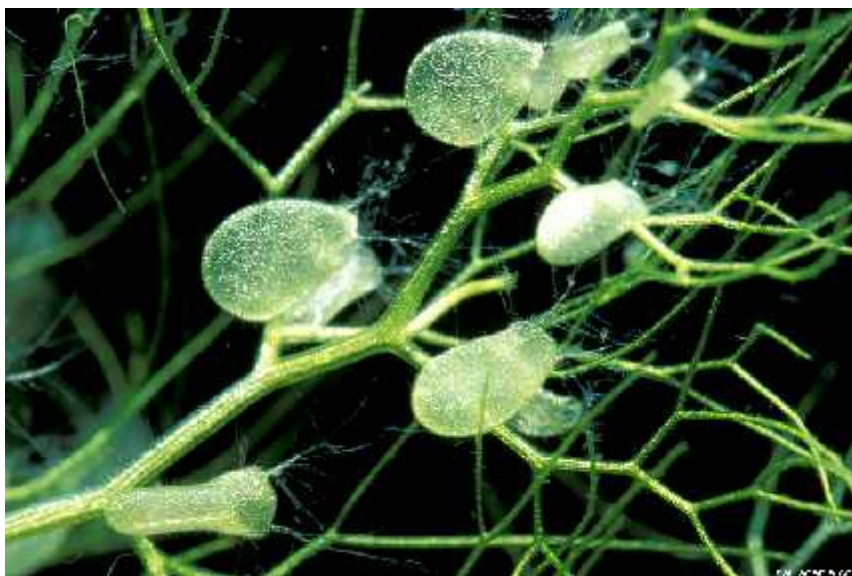
pokazuju da se potencijalna energija prilikom zatvaranja i otvaranja ne mijenja, a kod savijanja venerine muholovke potencijalna energija je diskontinuirana. To pokazuje da se mjehurasta vodena stupica otvara i zatvara zbog mehanizama bubrenja i smanjivanja stanica, a prilikom toga je bitna i geometrija lista koja omogućuje otvaranje režnjeva nakon što se savije samo središnje rebro (Poppinga i Joyeux, 2011). Iako ove dvije vrste potječu od evolucijski zajedničkog kopnenog pretka iz roda *Drosera* još uvijek nije potpuno jasan razlog zbog kojeg su razvile različite mehanizme. Ne zna se utječe li na to potpuno različiti okoliš (kopneni odnosno vodeni) u kojima te dvije vrste obitavaju ili je kod mjehuraste vodene stupice došlo do poboljšanja mehanizma u svrhu efikasnosti. Dok se kod venerine muholovke mehanizam temelji na aktivnoj biokemijskoj komponenti i na pasivnoj elastičnosti, kod mjehuraste vodene stupice mehanizam se temelji samo na biokemijskoj komponenti. Naglasak je na bubrenju i smanjivanju stanica, odnosno na promjeni turgora u motorikim stanicama srednjeg rebra, a to mjehurastoj vodenoj stupici omogućuje da prilikom zatvaranja ne dolazi do kolanja velike količine vode i na taj način plijen ostaje zatočen unutar stupice, a ne izmiče što je važno s obzirom na vodeni okoliš u kojem živi.



Slika 6. Usporedni prikaz građevine stupice venerine muholovke i mjehuraste vodene stupice (Prilagođeno na temelju Poppinga i sur., 2013)

4. Usporedba mehanizma zatvaranja stupice kod roda *Utricularia* i venerine muholovke

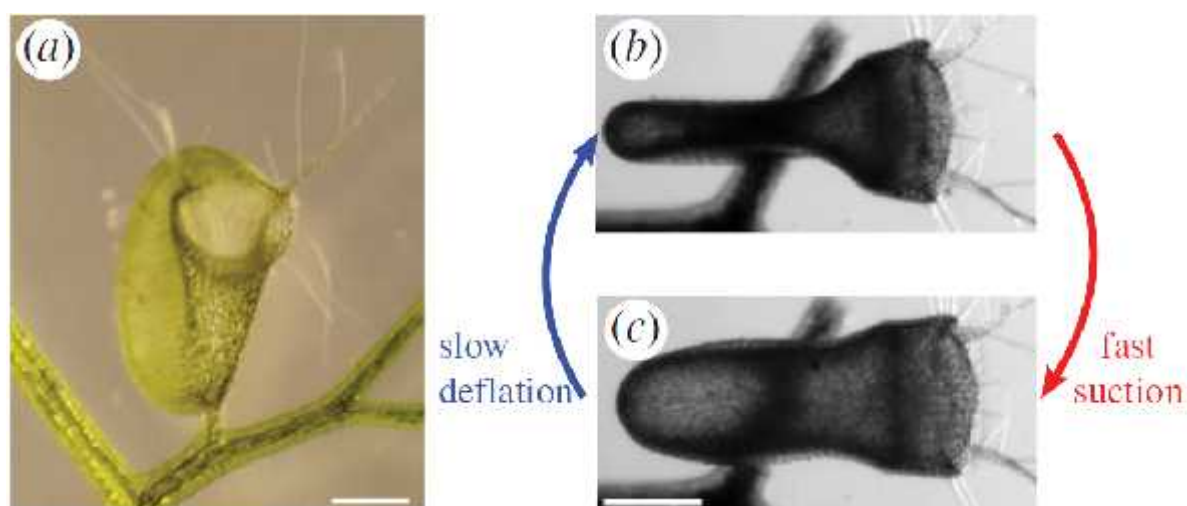
Promatrana vrsta roda *Utricularia* je akvati ka karnivorna vrsta koja nema korijen, a svaki list sadrži mnoštvo mjehurastih stupica koje imaju elasti ni zid i pokretna vratašca na ulazu u stupicu (Sl. 7.). U unutrašnjosti stupice su dva tipa žlijezdi. Prve izlu uju probavne enzime i resorbiraju nutrijente, a druge su smještene oko vratašaca i imaju ulogu u pumpanju



Slika 7. Izgled mjehura vrste *Utricularia inflata* Walt. (Preuzeto i prilago eno sa <http://www.sarracenia.com/galleria/g132s.html>)

vode. Za razliku od venerine muholovke i mjehuraste vodene stupice, vrsta roda *Utricularia* hvata plijen mehanizmom usisavanja (Adamec, 2011). Mehanizam se sastoji od dvije faze. Prva faza traje 1 h i u njoj unutarnje žlijezde pumpaju vodu izvan mjehura. To je aktivan proces uslijed kojeg dolazi do pohranjivanja elasti ne energije u tijelu stupice na ra un hidrostatskog tlaka. Žljezdane stanice pumpaju ione Cl^- van iz mjehura, a s njima dolazi i do prijenosa vode osmozom (prvi dio „puta“ vode). Ioni Cl^- kre u se zajedno s jednovalentnim ionima Na^+ i K^+ , a dvovalentni ioni Ca^{2+} i Mg^{2+} inhibiraju taj proces. U drugom dijelu „puta“, voda se vjerojatno potiskuje iz žlijezdi oko vratašaca, kroz vrlo tanku plazmalemu zahvaljuju i turgoru, me utim to još nije sasvim sigurno. Zbog ispumpavanja vode iz mjehura, u stupici se stvara negativan hidrostatski tlak, a zidovi stijenke postaju konkavni. Vratašca stupice su fleksibilna i sadrže osjetne etine koje plijen podražuje i tada slijedi druga faza. Ona je jako brza i traje nekoliko sekundi, a dešava se pasivno zbog pretvorbe elasti ne energije u kineti ku. Samo vrijeme usisa traje pola milisekunde. Vrata stupice se otvaraju,

voda se usisava u stupicu te dolazi do opuštanja stijenki i povećanja volumena stupice (Sl. 8.). Nakon zatvaranja vrata plijen se razgrađuje probavnim enzimima koje izlučuju žlijezde unutar mjehura (Vincent i sur., 2011). Još jedna razlika između venerine muholovke i vrste roda *Utricularia* je ta da se unutar stupice nalaze različiti komenzalni mikroorganizmi (alge, cijanobakterije, bakterije itd.) koji također sudjeluju u razgradnji plijena, međutim, teško je razlučiti koji organizmi unutar stupice su komenzali, a koji su plijen, zato što se vrste roda *Utricularia* općenito hrane zooplanktonskim organizmima (Adamec, 2011).



Slika 8. Mehanizam usisavanja plijena kod vrste *Utricularia inflata* Walt. (Prilagođeno prema Vincent i sur. 2014.)

5. Zaključak

Kako bi se prilagodile životu na staništima siromašnima mineralnim tvarima, karnivorne biljke su razvile različite mehanizme kojima hvataju i razgrađuju svoj plijen te naposljetku crpe i koriste potrebne nutrijente iz njega. Najistraživaniji među u takvim mehanizmima je mehanizam zatvaranja stupice kod venerine muholovke. Ustanovljeno je da u njemu sudjeluju aktivna biokemijska komponenta (prijenos iona i molekula vode) te pasivna elastična, a samom procesu zatvaranja stupice prethodi mehaničko podraživanje. Usprkos detaljnom istraživanju i mnogim zaključcima, mehanizam još uvijek nije u potpunosti razjašnjen. Ne zna se kako to i venerina muholovka „pamti“ dva podražaja koji se dešavaju u vremenskom intervalu od 20 s i zašto samo tada reagira. Isto tako nije u potpunosti razjašnjena aktivacija putem električnog potencijala, kao ni to anionan prijenos K^+ iona kroz membrane stanica.

Kod mjehuraste vodene stupice, usprkos zajedničkom evolucijskom podrijetlu s venerinom muholovkom, mehanizam je potpuno različit i temelji se na savijanju samo središnjeg rebra, a ne i režnjeva stupice. Zašto je do toga došlo, još uvijek nije u potpunosti razjašnjeno. Ne zna se da li je razlog tome utjecaj različitih okolišnih uvjeta, s obzirom da je mjehurasta vodena stupica vodena vrsta, a venerina muholovka kopnena, ili je jednostavno kod mjehuraste vodene stupice mehanizam prilagođen kako ne bi došlo do izmicanja plijena zbog prevelikog strujanja vode prilikom zatvaranja stupice.

Vrste roda *Utricularia* pak imaju mehanizam koji se temelji na usisavanju. S obzirom da vrste roda *Utricularia* mogu biti kopnene i vodene, a istraživanja su rađena na akvatičkim vrstama (jer imaju veće mjehuraste stupice), ne zna se tkoeli proces kod kopnenih vrsta na isti način. Nedovoljno je istraženo i pumpanje vode van stupica, a novih saznanja moglo bi biti i u vezi spontanog zatvaranja stupice, koje se ponekada dešava, a nije uzrokovani nikakvim posebnim podražajem. U svakom slučaju, usprkos mnogim istraživanjima i zajedničkoj suradnji znanstvenika iz područja biologije, fizike i kemije, na ovom području potrebna su daljnja istraživanja za njegovo potpuno razumijevanje.

6. Literatura

- Adamec L., 2002. Leaf absorption of mineral nutrients in carnivorous plants stimulates root nutrient uptake. *New Phytologist* 155, 89-100.
- Adamec L., 2011. The smallest but fastest- ecophysiological characteristics of traps of aquatic carnivorous *Utricularia*. *Plant Signaling & Behavior* 6, 640-646.
- Forterre Y., Skotheim J. M., Dumais J., Mahadevan L., 2005. How the Venus flytrap snaps. *Nature* 433, 421-425.
- Król E., Bratosz J., Adamec L., Stolarz M., Dziubínska H., Tr bacz K., 2012. Quite a few reasons for calling carnivores the most wonderful plants in the world. *Annals of Botany* 109, 47-64.
- Markin V.S., Volkov A. G., 2008. Active movements in plants- Mechanism of trap closure by *Dionaea muscipula* Ellis. *Plant Signaling & Behavior* 3, 778-783.
- Pevalek-Kozlina, 2003. Fiziologija bilja. Fiziologija gibanja, 533-542.
- Plachno B. J., Kozieradzka-Kiszkurno M., wiatek P., Darnowski D. W., 2008. Prey attraction in carnivorous Genlisea (*Lentibulariaceae*). *Acta Biologica Cracoviensia series botanica* 50/2, 87-94.
- Poppinga S, Hartmeyer S. R. H., Masselter T., Hartmeyer I., Speck T., 2013. Trap diversity and evolution in the family *Droseraceae*. *Plant signaling & behavior* 8, e24685.
- Poppinga S., Joyeux M., 2011. Different mechanics of snap-trapping in the two closely related carnivorous plants *Dionaea muscipula* and *Aldrovanda vesiculosa*. *Physical Review E* 84, 041928, 1-7.
- Scorza L. C. T., Dornelas M. C., 2011. Plants on the move-Toward common mechanisms governing mechanically-induced plant movements. *Plant Signaling & Behavior* 6:12, 1979-1986.
- Vincent O., Marmottant P., 2011. Carnivorous *Utricularia*- The buckling scenario. *Plant Signaling & Behavior* 6, 1752-1754.
- <http://calphotos.berkeley.edu/>
- <http://www.coroflot.com/pluww/scientific-illustrations>
- <http://www.sarracenia.com/galleria/g132s.html>
- http://hr.wikipedia.org/wiki/Venerina_muholovka
- <http://www.wistuba.com/>

7. Sažetak

Iako nam se biljke na prvi pogled čine vrlo statične, one se zapravo mogu gibati, a neka od tih gibanja su vrlo brza. Primjer takvih brzih gibanja je zatvaranje stupica kod karnivornih biljaka rodova *Aldrovanda*, *Utricularia* i *Dionaea*. Mehanizmi tih gibanja su složeni. Karnivorne su biljke te mehanizme razvile zbog prilagodbe na okolišne uvjete i manjak potrebnih nutrijenata. Kod venerine muholovke u mehanizam zatvaranja uključene su aktivna biokemijska komponenta i pasivna elastična komponenta, mehanizam u potpunosti objašnjen. Još uvijek nije razjašnjen točan prijenos K^+ iona preko membrana stanica kao ni način na koji venerina muholovka „pamti“ dva uzastopna podražaja koji se dese u vremenskom razmaku od 20 s. Mjehurasta vodena stupica ima mehanizam zatvaranja u koji je prilikom savijanja uključeno samo središnje rebro. Po tome se najviše razlikuje od mehanizma zatvaranja stupice kod venerine muholovke. Zašto se razlikuju, iako potječu od zajedničkog terestričkog pretka, još uvijek nije u potpunosti jasno. Kod vrsta roda *Utricularia* plijeni biva uhvaćen usisavanjem. Unutar mjehurate stupice nađeni su različiti mikroorganizmi, mehanizam ne zna se koji su mutualistički, a koji biljka hvata i razgrađuje da bi iz njih uzela potrebne minerale. Nije razjašnjeno ni zašto dolazi do povremenog zatvaranja stupice bez ikakvog podražaja. Sudeći po svim pitanjima koja ostaju neodgovorena u vezi različitih mehanizama zatvaranja stupica, to područje biologije ostaje otvoreno za mnoga istraživanja.

8. Summary

When observing plants, they seem relatively immobile, but if we carefully watch them, it is clear that plants do provide movements, and sometimes even rapid ones. Trapping mechanisms of carnivorous plants in the genera *Aldrovanda*, *Utricularia* and *Dionaea*, are some of examples. These mechanisms are very complex, and are developed as an adaption to environmental conditions and lack of nutrients. Trapping mechanisms of the Venus flytrap include active biochemical component and passive elastic component, but none of them are completely understood. Exact transport of K^+ ions through the cell wall, and the way Venus flytrap „memoryizes“ two stimulus within 20 s, are not clear enough. The waterwheel plant deforms only her midrib during closure. That is the main difference between trapping mechanism of the Venus flytrap. Even though they originate from the same ancestor, it is still not fully understood why their mechanisms are different. All species of the genus *Utricularia* have suction traps. In their traps there are various microorganisms but it is not understood yet which of them are microorganisms living as commensals and which are prey used for absorption of mineral nutrients. Spontaneous firings without any apparent cause are also not yet fully clear. Many questions regarding the different mechanisms of closing traps remain unanswered leaving this field of biology with wide range of possible research.